

# Über kausale Erklärung der tierischen Organisation.

Hochschulische Versammlung!



## Rede

Beim Antritt des Rektorats  
der Ludwig-Maximilians-Universität

gehalten am 26. November 1910

von

Dr. Richard von Hertwig.



München 1910.

Kgl. Hof- und Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn.



## Hochansehnliche Versammlung!

Seit dem Bestehen der Ludwig-Maximilians-Universität ist es heute das erste Mal, daß ein Vertreter der Zoologie die Ehre hat, von dieser Stelle aus die Gäste und Mitglieder unserer Alma mater zu begrüßen und entsprechend den Bestimmungen des Stifters unserer Universität das neue akademische Jahr mit einer festlichen Ansprache zu eröffnen.<sup>1)</sup> Die Verhältnisse, welche dahin geführt haben, daß die Zoologie im Vergleich zu dem ehrwürdigen Alter unserer Universität so spät zu Worte gekommen ist, sind zum Teil jedenfalls zufälliger Natur und in den mancherlei Faktoren gegeben, welche die Vielgestaltigkeit des akademischen Lebens mit sich bringt, zum Teil aber sind sie tiefer begründet und hängen mit der historischen Entwicklung zusammen, welche die zoologische Wissenschaft genommen hat. Es ist noch kein Jahrhundert vergangen, daß das Studium der Tiere sich im Lehrplan der deutschen Universitäten den Rang einer selbstständigen Disziplin errungen hat.<sup>2)</sup> Von da ab bedurfte es noch geraumer Zeit, bis die junge Wissenschaft sich ebenbürtig neben die älteren Schwestern stellen konnte und zu einer wie diese das geistige Leben weitester Kreise beeinflussenden Macht heranwuchs. Es möchte daher der Würde und dem Charakter des heutigen Tages nicht unangemessen erscheinen, wenn ich es versuche, Ihnen ein Bild von den Fortschritten zu entwerfen, welche



zu dieser veränderten Stellung der Zoologie im Gesamtleben der Wissenschaften geführt haben.

Man hat die Zoologie und ihre Schwesterwissenschaft, die Botanik, die beschreibenden Naturwissenschaften genannt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß mit dieser Bezeichnung nicht gerade eine besondere Wertschätzung zum Ausdruck gebracht werden soll. Denn die Beschreibung der Forschungsobjekte und ihrer wechselseitigen Beziehungen ist eine Tätigkeit, welche allen empirischen Wissenschaften, nicht nur den Naturwissenschaften, sondern auch den Geisteswissenschaften gemeinsam ist. Die Betonung des Beiwortes „beschreibend“ in unserem Falle kann somit nur bedeuten, daß mit der Beschreibung die Arbeit beendet sei, daß der Zoologe nicht in der Lage sei, wie der Chemiker und Physiker tiefer in das Wesen der Dinge einzudringen und die Wege kausaler Erklärung einzuschlagen.

Es muß zugegeben werden, daß die niedere wissenschaftliche Einschätzung, welche in der Bezeichnung „beschreibende Naturwissenschaft“ enthalten ist, lange Zeit für die Zoologie vollkommen berechtigt war. So hoch man auch die Verdienste des großen Ordners und Organisators Linné bewerten mag, die von ihm vertretene Zoologie war eine rein deskriptive Wissenschaft. Diesen Charakter hat auch die Zoologie besonders bei uns in Deutschland im großen und ganzen bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts, an manchen Orten sogar weit über diesen Zeitpunkt hinaus beibehalten. Seitdem ist aber ein mächtiger Umschwung eingetreten. Beschreibung der Tierformen, Einordnung derselben in ein System, Untersuchung ihres Baues und ihrer Entwicklungsweise sind nicht mehr Selbstzweck und damit Endziel der Forschung; sie bilden nur noch Vorstudien, um in den inneren Zusammenhang der Erscheinungen einzudringen und



ein tieferes Verständnis der tierischen Formbildung zu gewinnen. Damit hat die Zoologie angefangen, den in der Wissenschaftsentwicklung älteren und demgemäß weiter vorgerückten Naturwissenschaften, Chemie und Physik nachzueifern, wenn sie sich auch darüber nicht täuschen kann, daß die ungeheure Komplikation, welche die lebende Substanz vor der unbelebten Natur voraus hat, es sehr viel schwieriger, vielleicht sogar unmöglich macht, den gleichen Grad der Exaktheit zu erreichen, welche die physikalischen und chemischen Forschungen auszeichnet. Mit dieser tiefgehenden Umgestaltung ihrer Forschungsweise hängt die größere Bedeutung zusammen, welche sich die Zoologie im geistigen Leben der Neuzeit errungen hat. Und so sind wir in der Lage, das Thema dieses Vortrags bestimmter zu fassen, als es anfänglich geschehen ist, indem wir uns die Frage vorlegen: Wie ist die Zoologie zu einer kausalen Erklärung der tierischen Organisation geführt worden, welche Mittel und Wege stehen ihr hierbei zur Verfügung, wie hat sich hierbei die Stellung der Zoologie in der Gesamtheit der Wissenschaften verändert.

Wo es gilt, eine bunte Mannigfaltigkeit von Erscheinungen kausal zu erklären, ist der erste Schritt hierzu der Nachweis der ihnen zu Grunde liegenden Gesetzmäßigkeiten. Auf dem Gebiet der Zoologie verdanken wir diesen ersten Schritt in der Richtung einer kausalen Erklärung der Einführung der vergleichenden Methode. Es waren die vergleichende Anatomie und die vergleichende Entwicklungsgeschichte oder wie wir sie mit einem zusammenfassenden Namen nennen können, die vergleichende Formenlehre, die Morphologie, welche in dem Labyrinth tierischer Formbildung den Ariadnefaden lieferte. Auf Grund ausgedehntester vergleichender Untersuchungen wurden die fundamentalen Theorien, welche wir dem

verfloffenen Jahrhundert verdanken, begründet, reformiert und kritisch ausgebaut.

Ich nenne an erster Stelle die Zelltheorie; sie ist die umfassendste morphologische Theorie, da sie nicht nur für das Tierreich, sondern auch für das Pflanzenreich Geltung besitzt.

Wie den meisten unter Ihnen bekannt sein wird, besagt die Zelltheorie, daß alle tierischen Körper aus kleinsten Organisationseinheiten, den Zellen, bestehen. Diese morphologischen Elemente des tierischen Körpers sind die eigentlichen Träger des Lebens; sie besitzen die vier Grundeigenschaften des Lebens, die Fähigkeiten der Ernährung und Vermehrung, der Empfindung und der aktiven Bewegung. Hieraus ergibt sich die Möglichkeit, daß Zellen unabhängig für sich existieren, und damit wiederum die Möglichkeit einzelliger Lebewesen, wie sie im Tierreich durch die Protozoen oder Urtiere gegeben sind. Schließlich hebe ich noch hervor, was für unsere spätere Betrachtung von fundamentaler Bedeutung werden wird, daß jede Zelle sich aus zwei Bestandteilen zusammensetzt. Der ansehnlichste Bestandteil ist die räthelhafte Substanz, welche wir Protoplasma nennen, weil für unser beobachtendes Auge alle Lebenserscheinungen in oder an ihr sich abspielen. Im Protoplasma liegt als zweiter Teil ein rundliches Körperchen, der Kern, dessen konstantes Auftreten ein sicherer Beweis ist, daß wenigstens ein Teil der Lebensfunktionen auf der Wechselwirkung von Kern und Protoplasma beruht.

Von weiterer fundamentaler Bedeutung war der Nachweis, daß die wirksamen Teile in den Zeugungstoffen, die Eier und Samenfäden, ebenfalls Zellen sind, freilich Zellen, die in Anpassung an ihre besonderen Aufgaben auch eine besondere Struktur angenommen haben und sich daher

in den beiden Geschlechtern in ganz erheblicher Weise unterscheiden. Aus dem Umstand, daß Befruchtungsprozesse auch bei den einzelligen Organismen allgemein vorkommen, ziehen wir den wichtigen Schluß, daß Befruchtung und Sexualität zelluläre Probleme sind und daß die Befruchtungsvorgänge zu den Notwendigkeiten des Lebens gehören.<sup>3)</sup>

Mit dem Nachweis, daß die wirksamen Bestandteile in den Geschlechtsstoffen eigenartig gebaute Zellen und somit Organisationen von morphologisch einfachem Bau sind, waren die Wege gebahnt, um vom Wesen der Befruchtung eine richtige Vorstellung zu gewinnen. Die Befruchtung erwies sich im Tier- und Pflanzenreich als die Verschmelzung zweier Geschlechtszellen, oder wie wir uns auch ausdrücken können, zweier elementarer Organisationen zu einer neuen dritten. Die Verschmelzung ist eine so vollständige, daß nicht nur die beiden Zellkörper, sondern schließlich auch die in ihnen enthaltenen Kerne, der Eikern und der Samenkern, zur Vereinigung gelangen. Innerhalb des hier mit wenigen Worten skizzierten Schemas erfährt der Befruchtungsprozeß bei den verschiedenen Pflanzen und Tieren die mannigfachsten Modifikationen. Indem man dieselben einem eingehenden Studium unterwarf und bis in ihre feinsten Details verfolgte, gelangte man zu einer morphologischen Theorie der Vererbung, daß die Übertragung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften auf das Kind — und das nennen wir ja Vererbung — durch ganz bestimmte, organisierte, in den Kernen enthaltene Strukturen vermittelt wird, welche bei allen Pflanzen und Tieren mit einer wunderbaren Gesetzmäßigkeit wiederkehren und nach ihrer Beschaffenheit Chromosomen, nach ihrer Funktion Vererbungsträger genannt werden.

Vom befruchteten Keim ausgehend, verfolgte man die anschließenden



Entwicklungsvorgänge, die zur Bildung eines neuen Lebewesens führen, und fand bei allen vielzelligen Tieren weitestgehende Übereinstimmung. Aus der Teilung des Eies entwickeln sich viele kleine Zellen. Diese Zellen ordnen sich in gesetzmäßiger Weise zu blattartigen Anlagen an, welche man die Keimblätter nennt. Die Keimblätter sind die Primitivorgane des Embryo, von denen sich die Anlagen der bleibenden Organe abgliedern. Selbst Organismen, welche in der Stufenleiter des Tierreichs so weit auseinanderstehen wie der Mensch und der so primitiv gebaute Süßwasserpolytyp stimmen auf einem frühen Stadium darin überein, daß sich zwei solcher Keimblätter finden, ein nach außen gewandtes, die Haut des Embryos darstellendes äußeres Keimblatt und ein die Anlage des Darms auskleidendes inneres Keimblatt. Bei allen höher organisierten Tieren, also auch beim Menschen, tritt zu diesen primären Keimblättern noch eine dazwischen eingeschobene dritte Schicht, das mittlere Keimblatt.

Bei all den Beispielen, welche ich bisher besprochen habe, handelt es sich um Gesetzmäßigkeiten, welche sich durch den größten Teil oder auch die Gesamtheit des Tierreichs oder wie bei der Zellentheorie durch die gesamte Welt der Lebewesen verfolgen lassen. Aber auch jede Unterabteilung des Tierreichs, jeder Stamm, jede Klasse, jede Ordnung hat ihre besonderen ihr eigentümlichen Gesetzmäßigkeiten. Ich will das Gesagte an einem bestimmten Beispiele erläutern; ich wähle Atmungsorgane und Blutgefäßsystem der Wirbeltiere, weil das Abhängigkeitsverhältnis, in welchem beide Organsysteme zueinander stehen, das Charakteristische der hier herrschenden Gesetzmäßigkeit besonders klar erkennen läßt.

Sie wissen, hochverehrte Anwesende, es gibt Kiemenatmende und Lungenatmende Wirbeltiere. Als Beispiel für die ersteren nenne ich die

Fische, bei denen die zur Atmung verwandten Kiemenblättchen in besonderen Kanälen, den Kiemenspalten untergebracht sind. Für die letzteren nenne ich Vögel und Säugetiere. Jede dieser beiden Arten der Atmung verlangt eine bestimmte Anordnung des Gefäßsystems, die Kiemenatmung ein sogenanntes einfaches Herz, bestehend aus einer unpaaren Kammer und Vorkammer, und einem einzigen von der Kammer entspringenden Arterienstamm, der links und rechts 4—5 Paar Gefäße an die Kiemen abgibt. Bei der Lungenatmung dagegen finden wir ein Doppelherz, bestehend aus einer linken und rechten Vorkammer und einer linken und rechten Kammer, dementsprechend auch zwei große Gefäße: aus der linken Herzkammer geht die Körperarterie zu den Organen des Körpers, aus der rechten Kammer die Lungenarterie zu den Lungen.

Eine Zwischenstellung nehmen die Lungenfische und Amphibien ein, bei denen Lungen und Kiemen entweder dauernd nebeneinander vorkommen oder zeitlich derart verteilt sind, daß die Jugendformen durch Kiemen, die Erwachsenen durch Lungen atmen. Demgemäß besitzt hier auch das Gefäßsystem eine intermediäre Beschaffenheit. Die Herzkammer ist noch einfach, die Vorkammer ist dagegen verdoppelt; die Gefäße sind zur Zeit der Kiemenatmung wie bei den Fischen angeordnet, werden aber dann für die Lungenatmung umgeformt, freilich in einer höchst unvollkommenen Weise, indem viele für die Kiemenatmung berechnete Einrichtungen (z. B. die unpaare Beschaffenheit der von der Kammer ausgehenden Arterie, die symmetrische Anordnung der Gefäßbögen) noch erhalten bleiben. Den Amphibien stehen die Reptilien sehr nahe; obwohl dieselben nie durch Kiemen atmen, besitzen sie ein Herz und ein Gefäßsystem, welches in vieler Hinsicht dem der ausgebildeten Amphibien gleicht und somit die unvollkommene Anpassung an

die Lungenatmung erkennen läßt, welche bei den Amphibien eine notwendige Konsequenz ihrer Doppelatmigkeit ist, bei den nur durch Lungen atmenden Reptilien dagegen funktionell gar nicht erklärt werden kann. Und nun kommen wir zu der merkwürdigsten Erscheinung, welche uns die Entwicklungsgeschichte enthüllt. Alle mit Lungen atmenden Wirbeltiere haben im Embryonalleben Kiemenpalten, welche zu Grunde gehen, ohne jemals zur Atmung verwandt zu werden; ihr Gefäßsystem wird wie bei den Fischen angelegt, als ob es für Kiemenatmung dienen sollte, auf dem Weg verwickelter Umgestaltungen allmählich in das Gefäßsystem eines Lungenatmenden Tieres umgemodelt, wobei sich viele Anklänge an die Umformungen herausstellen, welche das Gefäßsystem der Amphibien erfährt, wenn die Kiemenatmung mit der Lungenatmung vertauscht wird.

Gesetzmäßigkeiten, wie wir sie hier für den Aufbau der Atmungs- und Zirkulationsorgane der Wirbeltiere kennen gelernt haben, können wir für jedes beliebige Organsystem feststellen, selbstverständlich nicht nur für die Wirbeltiere, sondern für jeden anderen Stamm des Tierreichs, für Arthropoden, Mollusken u. s. w. Wir können diese Gesetzmäßigkeit in eine bestimmte Formel fassen.

Innerhalb einer jeden Tierabteilung lassen sich die verschiedenen in ihr vorhandenen Organisationszustände in eine fortlaufende Reihe anordnen, deren Anfang durch ursprüngliche, deren Ende durch abgeleitete Zustände gegeben ist, während dazwischen vermittelnde Übergänge eingeschaltet sind. Eine ähnliche fortlaufende Reihe erhalten wir, wenn wir die Entwicklungsgeschichte der betreffenden Reihenglieder untersuchen, am deutlichsten, wenn wir die Endglieder der Reihe — bei dem von mir gewählten Beispiel die Säugetiere — zu unseren entwicklungsgeschichtlichen



Untersuchungen benutzen. Sehr häufig bezeichnet die Reihe ein Fortschreiten vom Niederen zum Höheren; für andere Fälle, wie z. B. für die von uns besprochenen Atmungsorgane und das Gefäßsystem der Wirbeltiere gilt das Gesagte nicht. Für den Wasseraufenthalt sind Atmungsorgane und Gefäßsystem eines Fisches ebenso vorzüglich eingerichtet, wie die betreffenden Organe eines Säugetieres für den Landaufenthalt. Hier handelt es sich nur um ein Fortschreiten von den Lebensbedingungen des Wassertieres zu den Lebensbedingungen eines Landbewohners. Das bringt es notwendig mit sich, daß die vermittelnden Formen, die Amphibien und Reptilien, rücksichtlich ihrer biologischen Anpassung sowohl Fischen wie Säugetieren nachstehen. Daß die Reihenanordnung der Organismen nicht der notwendige Ausdruck eines der lebenden Substanz innewohnenden Vervollkommnungstriebes ist, lehren in überzeugendster Weise die vielen Fälle, in denen absteigende Reihen gegeben sind. Die schönsten Beispiele hierfür sind die Parasiten, bei denen wir gar nicht selten entsprechend der Zunahme der parasitischen Lebensweise eine Vereinfachung des Baues feststellen können, so daß man hier Reihen konstruieren kann, die mit relativ hoch organisierten freilebenden Formen beginnen und mit hochgradig degenerierten Formen endigen. Es ist selbstverständlich, daß dann auch die Entwicklungsgeschichte der am meisten degenerierten Parasiten die gleiche absteigende Reihe ergibt, indem die Jugendformen den freilebenden Tieren gleichen und allmählich die sogen. parasitische Degeneration an sich erfahren.

Ich habe, hochverehrte Anwesende, versucht, Ihnen eine Vorstellung von den wunderbaren Gesetzmäßigkeiten zu geben, welche im Bau der Tiere uns auf Schritt und Tritt entgegentreten und zu einer kausalen Erklärung herausfordern. Früher behalf man sich mit der Annahme eines

jeder Tiergruppe zu Grunde liegenden, ein hohes Maß von Übereinstimmung erfordernden Bauplans. Das war eine Umschreibung des Tatbestandes, eine leere Formel, der auch nicht der geringste erklärende Wert zukommt.

Hier setzt nun die bedeutungsvollste Theorie, welche jemals auf dem Gebiet der Biologie aufgestellt wurde, die Deszendenzlehre, ein. Indem sie die Abstammung der lebenden Tierwelt von einfacher gebauten Urformen annimmt, liefert sie uns eine Erklärung für einen großen Teil<sup>4)</sup> der Gesetzmäßigkeiten, wie wir sie im Bau und der Entwicklungsweise der Tiere kennen gelernt haben; sie erklärt dieselben als die notwendigen Konsequenzen gemeinsamer Abstammung. Sie faßt die Organismen als historisch gewordene Gebilde auf und stellt damit die Geschichte der Tierwelt in Parallele zur Geschichte der Menschheit. In der Tat sind die Vergleichspunkte, welche sich hierbei ergeben, ganz überraschender Natur. Die Geschichte der Völker lehrt uns, daß unsere menschlichen Einrichtungen sich beständig umformen und neuen Kulturbedingungen anpassen müssen. Dieser Tendenz zur Fortbildung steht die Macht der Trägheit entgegen; sie bringt es mit sich, daß die Umformungen sich nur zögernd vollziehen, daß das Alte, auch wenn es überlebt ist, sich möglichst zu behaupten sucht. Die Folge davon sind die zahllosen Anachronismen, welche unseren Institutionen eigentümlich sind, der Bestand von Einrichtungen, welche ursprünglich für andere Lebensbedingungen bestimmt waren und nun noch fortgeführt werden, obwohl sie der Neuzeit nicht genügen, vielfach sogar in direktem Widerspruch zu ihr stehen. Genau so verhält sich jeder tierische Organismus. Sein Bau ist im allgemeinen seiner Umgebung angepaßt. Die Teleologie wird gar nicht müde, die wunderbare Harmonie zwischen Organisation

und Existenzbedingungen anzupreisen; sie übersieht dabei, daß neben dem Zweckmäßigen viele Einrichtungen bestehen, welche mit den funktionellen, an die Organe gestellten Ansprüchen ganz und gar nicht harmonieren. Derartige unzweckmäßige oder auch nur überflüssige Bildungen werden funktionell sofort verständlich, wenn wir annehmen, daß sie früher einmal auf andere Lebensverhältnisse berechnet waren. So wird die für Lungenatmung ganz unbrauchbare Anordnung des Blutgefäßsystems, welche bei Embryonen von Säugetieren und Vögeln vorübergehend auftritt und bei Amphibien und Reptilien in Resten sich dauernd erhält, sofort verständlich, wenn wir annehmen, daß die luftatmenden Wirbeltiere von Kiemenatmenden abstammen. Sie sehen, hochverehrte Anwesende, nicht nur der menschliche Staat, sondern jedes Lebendige trägt, um mich eines beliebten Gleichnisses zu bedienen, seinen historischen Zopf.<sup>5)</sup>

Die kausale Erklärung, welche die Abstammungslehre für die Gesetzmäßigkeit der tierischen Formen gibt, beruht auf der Hypothese, daß die Organismenwelt sich geschichtlich entwickelt hat. Wenn nun auch diese Hypothese vermöge der großen Zahl der zu ihren Gunsten sprechenden Tatsachen einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit besitzt und daher von den Biologen der Neuzeit bis auf eine verschwindend kleine Minderheit allgemein angenommen wird, so dürfen wir doch niemals aus dem Auge verlieren, daß es eine Hypothese ist und der Natur der Sache nach stets eine solche wird bleiben müssen. Denn die Umbildungsprozesse, von denen der Deszendenztheoretiker spricht, gehören der Vergangenheit an und können einer exakten Untersuchung somit nicht mehr unterworfen werden. Aus diesem Sachverhalt erwachsen der Erklärung der tierischen Formbildung, wie sie von der Abstammungslehre gegeben wird, Einwände, welche man



verschieden bewertet wird, je nachdem man die Ansprüche an kausale Erklärung höher oder niedriger stellt.

Allein nicht alle formbildenden Prozesse gehören der Vergangenheit an. Das Wort des Heraklits πάντα ῥεῖ gilt auch von der Gegenwart. Wir stehen inmitten einer Organismenwelt, die in ihrer Gesamtheit wie in ihren einzelnen Teilen in beständiger Umwandlung begriffen ist, und sind selbst an diesem Umwandlungsprozeß beteiligt. Vor allem aber eröffnet sich uns ein umfangreiches Gebiet von Formumwandlungen, welche sich unter unseren Augen vollziehen und exakter Forschung zugänglich sind, wenn wir, an Stelle der Phylogenie, der hypothetischen Stammesgeschichte der Tierwelt, die reale Entwicklungsgeschichte des einzelnen Tieres untersuchen. So ist aus Anfängen, die zum Teil bis in das 18. Jahrhundert zurückreichen, in den letzten 30 Jahren ein besonderer Zweig der Zoologie entstanden, für welchen man die Namen Entwicklungsmechanik, Entwicklungsphysiologie und mit einem in Bezug auf das Objekt der Untersuchung weiter, in Bezug auf die Methodik enger gefaßten Namen experimentelle Zoologie genannt hat. Dieser modernsten Richtung in der Zoologie müssen wir jetzt noch unser Augenmerk zuwenden, wenn wir von der Umwandlung der Zoologie aus einer beschreibenden Wissenschaft in eine kausal erklärende nicht ein unvollständiges Bild entwerfen wollen.

Bei der Erörterung der Erfolge, welche die experimentelle Zoologie bei der Erklärung der tierischen Organisation erzielt hat, wollen wir denselben Gang wie bei der vergleichend anatomischen Betrachtung einhalten und mit den morphologischen Elementen des Tierkörpers, den Zellen, beginnen. Der Versuch, die Lebensvorgänge der Zellen kausal zu erklären, versetzt uns mitten in den Streit der mechanistischen und der

neovitalistischen Schule, der Schule, welche das Leben auf physikalisch-chemischem Weg zu erklären hofft, und der Schule, welche dieses Bemühen als aussichtslos bezeichnet, weil ein der unbelebten Welt fremdes Prinzip, ein zwecktätiges Geschehen, dem Organismus innewohne und ihm etwas durchaus Eigenartiges verleihe. Ich möchte auf diesen Streit nicht eingehen; ich begnüge mich mit der Feststellung, daß wir von einer physikalisch-chemischen Erklärung des Zellenlebens, falls eine solche möglich sein sollte, weit entfernt sind. Die Physiologie hat beim Versuch, die im tierischen Körper ablaufenden Prozesse physikalisch-chemisch verständlich zu machen, große Erfolge erzielt; sie hat uns die Verdauung als chemische Vorgänge verstehen gelehrt; sie hat Theorien entwickelt, wie man die Nervenleitung, die Muskelkontraktion sich mechanistisch vorstellen kann. Indessen Muskel- und Nervenfasern sind wie die Drüsenäfte Produkte der Zelltätigkeit; es sind gleichsam Werkzeuge, welche die Zelle sich bildet, um mit ihrer Hilfe Arbeit zu leisten. Hinter diesen Werkzeugen sitzt erst die schaffende Werkmeisterin, die Zelle; an ihrer Tätigkeit haben bisher alle Erklärungsversuche Halt machen müssen, wenn auch manche äußerst interessante Analogien der Lebensvorgänge mit physikalisch-chemischen Vorgängen gewonnen worden sind.<sup>6)</sup>

Beim derzeitigen Zustand unseres Wissens kann daher die Analyse des Zellenlebens nur eine biologische sein, eine Zurückführung der komplexen Erscheinungen auf ihre Komponenten, welche ebenfalls Lebenserscheinungen sind. Ein derartiges Problem wird uns durch den Aufbau der Zelle aus Kern und Protoplasma nahegelegt; es lautet: Welchen Anteil besitzen diese beiden Bestandteile am Ablauf der Zellfunktionen?

Die Lösung dieses Problems kann nur auf experimentellem Wege

herbeigeführt werden. Hierbei sind selbstverständlich die besten Objekte solche Zellen, welche ein mehr oder minder unabhängiges Leben führen und daher isoliert für sich untersucht werden können. Das sind einerseits die einzelligen Tiere, andererseits die Fortpflanzungszellen vielzelliger Tiere. An beiden Objekten sind daher wichtige Erscheinungen festgestellt worden. Ich gehe von einem fundamentalen Versuch aus. Wenn man einen einzelligen Organismus, z. B. eine Amöbe, in ein kernhaltiges und kernloses Stück zer Schneidet, so bleiben beide am Leben, das kernhaltige dauernd, das kernlose mehrere Tage oder sogar Wochen. Schließlich geht aber das kernlose Stück doch zu Grunde, ein Zeichen, daß der Kern für das Zellenleben unentbehrlich ist. Die Zeit, in welcher beide Stücke am Leben sind, ermöglicht uns, zu ermitteln, zu welchen Funktionen die Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma nötig ist, zu welchen Vorgängen das kernlose Protoplasma allein ausreicht. Es stellt sich heraus, daß die kernlosen Stücke Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit besitzen, daß sie dagegen unfähig sind, zu verdauen, verloren gegangene Teile zu regenerieren, zu wachsen und sich zu teilen. Der Kern ist also nötig für die chemischen Vorgänge, auf denen der Aufbau neuer lebender Substanz beruht.

Mit diesen Untersuchungen ist ein Ausgangspunkt für weitere Forschungen gewonnen. Wir wissen, daß äußere Einwirkungen einen mächtigen Einfluß auf die Lebensvorgänge der Zelle haben; es gibt chemische und physikalische Agentien, unter letzteren besonders die Einflüsse der Temperatur, welche die Lebensprozesse beschleunigen (Geschwindigkeit der Bewegungen, Schnelligkeit des Wachstums und der Vermehrung), andere, welche sie verlangsamen. Es läßt sich ferner nachweisen, daß der Kern bei den unter seinem Einfluß ablaufenden Vorgängen — das sind Er-



nährung, Wachstum, Teilung und Regeneration — Veränderungen erfährt, einerseits Veränderungen seiner Struktur und Beschaffenheit, andererseits Veränderungen seiner Masse. Diese Veränderungen verlaufen anders bei den Einwirkungen, welche die Lebensprozesse beschleunigen, als bei solchen, welche Verlangsamung zur Folge haben. Hat es sich doch — um nur ein Beispiel herauszugreifen — herausgestellt, daß das Größenverhältnis zwischen Kern und Protoplasma in der Wärme ein anderes ist als in der Kälte und daß damit wahrscheinlich weitere Verschiedenheiten zusammenhängen, welche in Teilungsgeschwindigkeit und Größe des Zellkörpers zum Ausdruck kommen. Damit sind uns abermals Mittel zu einer weiteren Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle an die Hand gegeben.

Das zweite Gebiet experimenteller zellulärer Forschung wird durch das Studium der Fortpflanzungszellen gegeben. Besonders die weiblichen Fortpflanzungszellen, die Eier, sind Untersuchungsobjekte von ganz hervorragender Bedeutung. Das befruchtete Ei ist eine einfache Zelle, welche wie jede andere Zelle aus Kern und Protoplasma besteht. Aber aus dieser Zelle entwickelt sich im Lauf der Zeit — denken Sie nur an den Menschen oder irgend ein anderes hochorganisiertes Tier — ein Organismus von oft ganz wunderbarer Mannigfaltigkeit, ausgerüstet nicht nur mit den Merkmalen der Art, sondern mit all den zahllosen Besonderheiten, welche dem Individuum eigentümlich sind. Diese wunderbare Mannigfaltigkeit ist der Hauptsache nach schon im Ei enthalten gewesen, nicht realiter in Form eines Miniaturwesens, wie es lange Zeit von der Schule der Evolutionisten behauptet wurde, sondern der Anlage nach. Geringfügige Eingriffe genügen, um die materielle Grundlage der im Ei enthaltenen Anlagen zu treffen und zu verändern. Diesen geringfügigen Ein-

griffen stehen gewaltige Ausschläge gegenüber, wenn es gelingt, den in seiner Anlage, oder wie wir uns auch ausdrücken, in seiner Erbmasse veränderten Keim zur vollen Entwicklung und damit zur Entfaltung seiner Anlagen zu bringen.

Die bei der experimentellen Untersuchung der Fortpflanzungszellen benutzten Methoden sind zum Teil dieselben, welche wir schon bei den Protozoen kennen gelernt haben. Zunächst kann man durch geeignete Eingriffe und an geeigneten Objekten Teile des Eies von der Entwicklung ausschalten. Die für uns in Betracht kommenden wichtigsten Bestandteile des Eies sind das Protoplasma und der Kern. Letzterer ist bei befruchteten Eiern halb väterlicher, halb mütterlicher Herkunft. Vom Vater stammt der Samentern, von der Mutter der Eikern, beide vereinigen sich bei der Befruchtung zu einem kombinierten Kern, dem Furchungskern. Leicht gelingt es dem Experimentator, Teile des Protoplasma zu entfernen; schwieriger, zugleich aber ungleich interessanter ist es, den Kernapparat zu verändern. Indessen an einer Reihe von Objekten ist es geglückt, auch diese Schwierigkeit zu überwinden; es ist geglückt, einerseits den Eikern, also das mütterliche Element, andererseits den Samentern, das väterliche Element, von der Entwicklung auszuschließen. Ja eine besonders ingeniöse Methode hat es sogar ermöglicht, Bestandteile von Kernen auszuschalten. Das Wichtigste und Überraschendste an diesen Experimenten ist nun darin gegeben, daß derartige, in ihrer Konstitution tiefgreifend abgeänderte Eier sich weiter entwickeln und dadurch den Forscher in den Stand setzen, aus den Veränderungen, welche die Entwicklung erleidet, Rückschlüsse zu ziehen auf die Rolle, welche die eliminierten Teile beim normalen Verlauf spielen. Das Experiment gibt uns somit nicht nur die Möglichkeit, in den kausalen Zu-

sammenhang der Vererbungsvorgänge Einblick zu gewinnen und damit eines der dunkelsten und geheimnisvollsten Gebiete menschlicher Forschung aufzuhellen, sondern sogar die Möglichkeit diese Vorgänge in wirksamer Weise abzuändern.

Dem Biologen steht nun noch eine weitere Methode zur Verfügung, um die Vorgänge der Erbllichkeit experimentell zu beeinflussen: es ist die Methode planmäßiger Kreuzung. Die Methode ist uralte; seit Jahrtausenden ein wirksames Mittel in der Hand der Tierzüchter, ist sie schon oft in den Dienst der Wissenschaft gestellt worden; aber erst durch Gregor Mendel, den Abt des Brünner Augustinerklosters, hat sie die Bervollkommnung erfahren, welche es ermöglichte, ganz ungeahnte Aufschlüsse über Wesen und Wirkungsweise der Erbllichkeit zu gewinnen.

Wir sprechen von Kreuzung, wenn Individuen von deutlich ausgeprägter Verschiedenheit gepaart werden, wenn somit zwei Fortpflanzungszellen, eine jede mit besonderer von der anderen verschiedener Erbmasse zur Vereinigung gelangen. Soll dies Verfahren zu einer wissenschaftlich brauchbaren Methode ausgestaltet werden, so muß in erster Linie Klarheit über die Beschaffenheit dieser Erbmasse bestehen. Das ist bis zu einem gewissen Grad der Fall, wenn die zur Kreuzung benutzten Organismen sich nur in wenigen scharf ausgeprägten Merkmalen unterscheiden. Denn dann kann der experimentierende Biologe den ihm in seiner Konstitution unbekannten, in beiden Individuen gleichen Hauptteil der Erbmasse unberücksichtigt lassen und sein Augenmerk auf die wenigen unterschiedlichen Merkmale konzentrieren. Zweitens muß man den Erfolg der Kreuzung genau ermitteln. Dazu genügt es nicht, das Verhalten der ersten Bastardgeneration zu erforschen; denn die Erbllichkeit ist ein Faktor, der nicht nur in den Kindern, sondern in den



Enkeln und allen folgenden Generationen wirksam ist. Das Wesen dieses Faktors ist daher nur dann vollkommen zu begreifen, wenn man sein Wirken viele Generationen hindurch verfolgt, ohne daß Neues hinzutritt, Neues wie es durch Veränderung der Existenzbedingungen oder Kreuzung mit anders gearteten Formen gegeben sein könnte. Aus allen diesen Erwägungen ergibt sich die Notwendigkeit, die Produkte der Kreuzung viele Generationen hindurch in strengster Inzucht oder, wie man sich jetzt ausdrückt, in reinen Reihen und unter möglichster Wahrung gleicher Kulturbedingungen fortzuzüchten.

Der hier charakterisierten Vervollkommnung der Kreuzungsmethode verdankte es Mendel, daß es ihm als dem ersten geglückt ist, Gesetze der Erbllichkeit aufzustellen, welche eine höchst einfache zahlenmäßige Formulierung gestatten; zugleich gelangte er zu bestimmten, für Theorie und Praxis gleich bedeutsamen Vorstellungen einerseits über die Beschaffenheit der materiellen Grundlagen der Erbllichkeit, der Erbmasse, andererseits über das Verhalten derselben bei der Reifung der Geschlechtszellen und bei der Befruchtung. Das interessante dabei ist, daß zu denselben Vorstellungen, welche Mendel an der Hand experimenteller Untersuchungen entwickelte, die biologische Forschung geführt wurde, als sie die entsprechenden Vorgänge einer ungemein sorgfältigen mikroskopischen Untersuchung unterwarf, und das zu einer Zeit, in welcher die Arbeiten Mendels noch unbekannt waren.

(Die Quintessenz dieser Vorstellungen ist folgende. Jeder ausgebildete Organismus, jedes Tier und jede Pflanze, ist ein Mosaik von Eigenschaften. Diesem Mosaik von Eigenschaften entspricht im Keim ein Mosaik elementarer Anlagen, welche wir Erbeinheiten nennen. Bei der Befruchtung kommen zwei derartige Anlagessysteme ein mütterliches und ein väterliches zur

Vereinigung. Daher der intermediäre Charakter der Nachkommenschaft, welcher allerdings im einzelnen nach der väterlichen oder mütterlichen Seite verschoben werden kann, je nachdem bestimmte vom Vater oder von der Mutter stammende Anlagen eine größere Kraft der Vererbung besitzen. Und nun kommen wir zu einem fundamental wichtigen Punkt. Bei der Reifeteilung der Geschlechtszellen gehen väterliche und mütterliche Anlagen wieder auseinander und verteilen sich auf die Geschlechtszellen, welche somit nur noch einerlei Anlagen enthalten. Würde hierbei die alte Gruppierung der Erbeinheiten in ein väterliches und mütterliches System erhalten bleiben, so würde ein Teil der Geschlechtszellen rein mütterlich, ein anderer rein väterlich werden, es würde somit nichts Neues entstehen können. Es hat sich aber herausgestellt, daß das vielfach nicht der Fall ist. Die Elementaranlagen eines Systems, die einzelnen Erbeinheiten, können bei den Reifeteilungen unabhängig von einander auf die Geschlechtszellen verteilt werden; es kann ein teilweiser Austausch der Anlagen zwischen den beiderlei Systemen eintreten und damit können neue Kombinationen geschaffen werden. Man kann dies Verhältnis nicht klarer machen als durch einen Vergleich mit der Chemie. Eine komplizierte chemische, besonders organische Verbindung besteht aus zahlreichen Radikalen in gesetzmäßiger Gruppierung; in ähnlicher Weise besteht die Erbmasse eines Tieres aus zahlreichen Anlagen. Wie der Chemiker es nun in der Hand hat, aus einer Verbindung Radikale abzuspalten und durch andere zu ersetzen und auf diesem Weg neue Verbindungen zu erzeugen, so kann auch der Tierzüchter neue Kombinationen väterlicher und mütterlicher Anlagen und damit neue Tierformen erzielen, eine für die Praxis gar nicht hoch genug zu bewertende Möglichkeit. Auf Grund einer nahezu hundertjährigen Erfahrung ist es dem Chemiker

geglückt eine für viele Fälle passende Methodik der Analyse und Synthese zu entwickeln. Soweit ist die rationelle Tierzucht noch nicht gediehen. Sie muß noch immer empirisch den einzelnen Fall studieren; aber wir haben die Hoffnung, daß es einmal gelingen wird, allgemein gültige Normen zu ermitteln wie in der Chemie und durch künstliche Bewirkung das Resultat der Kreuzung in einer voraus bestimmten Weise zu modifizieren. So alt die Tierzucht auch als praktisches Verfahren sein mag, so jungen Datums ist sie als eine methodische Wissenschaft.

Man hat der Chemie den Vorwurf gemacht, daß alle ihre Theorien auf der Atomistik aufgebaut sind und hat diese Grundanschauung scharfer Kritik unterzogen. Der gleiche Vorwurf kann gegen unsere neuen Vererbungstheorien erhoben werden; dieselben setzen ja eine Art Atomistik der Eigenschaften und ihrer Anlagen voraus, indem sie elementare Eigenschaften und ihnen entsprechende Erbinheiten annehmen. Eine solche Auffassung stößt, wie mir scheint, auf noch größere Schwierigkeiten als die Atomistik der exakten Wissenschaften. Immerhin muß sie zunächst beibehalten werden, wenn auch nur als eine vorzügliche Arbeitshypothese.)

Die vielerlei experimentellen Untersuchungen der Geschlechtszellen, welche wir bis jetzt besprochen haben, hatten das Gemeinsame, daß die qualitative Beschaffenheit der Zellen unverändert blieb. Die Untersuchungsmethode bestand darin, daß einzelne Bestandteile der Geschlechtszellen von der Entwicklung ausgeschaltet oder besondere Kombinationen derselben erzielt wurden. Der experimentierende Biologe kann nun aber noch einen Schritt weiter gehen und auf qualitative Veränderungen hinzuwirken suchen. Hierbei steht ihm das reiche Arsenal von Mitteln zu Gebote, von denen schon bei den Protozoen die Rede war, welche umgestaltend auf Zellen wirken,



Agentien teils chemischer, teils physikalischer Natur. Unter ihnen stehen abermals Wärme und Kälte obenan, welche daher auch bei allen experimentellen Untersuchungen am meisten verwandt wurden.

Das Gebiet exakter wissenschaftlicher Forschung, welches sich hier dem Zoologen eröffnet, ist ein ungeheures; es ist um so größer, als die Geschlechtszellen in zweierlei Weise durch äußere Einflüsse betroffen werden können; einmal durch Einflüsse, welche direkt auf sie einwirken, andererseits durch Einflüsse, welche zunächst den Körper des Tieres oder der Pflanze verändern und erst von hier aus Veränderungen des Geschlechtsapparats hervorrufen. Diese Lehre von den mittelbaren Veränderungen des Geschlechtsapparats bildet das so viel umstrittene Gebiet der Erbllichkeit erworbener Eigenschaften, welches im Streit der Darwinisten und Neolamarckisten eine so wichtige Rolle spielt.<sup>9)</sup>

In ähnlicher Weise wie man dem Gesagten zufolge einzelne Zellen in der mannigfachsten Weise zum Gegenstand experimenteller Forschung machen kann, so kann man auch ganze Zellkomplexe als die Einheiten wählen, welche experimentell auf ihren morphologischen Wert untersucht werden sollen. Man kann so beim ausgebildeten Tier Teile von Organen, oder ganze Organe oder schließlich ganze Organkomplexe auf operativem Wege entfernen und die Konsequenzen dieses Verfahrens verfolgen; man kann verfolgen, wie die Lebenserscheinungen des Organismus verändert werden, welche Mittel der Organismus anwendet, um die entstandenen Defekte in seinem Aufbau und in seinen Funktionen auszugleichen, welches Zellmaterial anderer angrenzender Organe bei diesen Prozessen herangezogen wird, welche Veränderungen dieses Zellmaterial erfahren muß, um den ihm gestellten neuen Aufgaben zu genügen.

Die gleichen Experimente lassen sich auch an Embryonen durchführen, nur daß an Stelle der Organe die embryonalen Anlagen derselben Gegenstand der Untersuchung bilden.

Wenn wir nun analoge Experimente, das eine Mal am Embryo, das andere Mal am fertigen Tier auf verschiedenen Lebensaltern ausführen und die Resultate derselben untereinander vergleichen, gewinnen wir einen Einblick in die Veränderungen, welche das Zellmaterial eines Tieres im Laufe seiner fortschreitenden Entwicklung erfährt; wir können so feststellen, ob und in welchem Maße dasselbe Einbuße an der der Eizelle noch zukommenden freien Entwicklungsmöglichkeit oder, wie der technische Ausdruck lautet, an prospektiver Potenz erfährt.

Außer totaler Entfernung bedient sich die experimentelle Zoologie noch vieler anderer Methoden, welche immer wieder auf dasselbe hinauslaufen, den Anteil zu bestimmen, welchen gewisse Zellgruppen am Aufbau des Tierkörpers nehmen, und auf diesem Weg einen Einblick in den kausalen Zusammenhang der Formbildung zu gewinnen. Man kann Organanlagen von einer Stelle des Embryo nach einer anderen verlagern und feststellen, ob sie den ihnen zukommenden Charakter bewahren oder ob sie unter dem Einfluß der neuen Umgebung ihre Entwicklungsrichtung verändern. Man kann den Zusammenhang der Teile lockern, so daß eine Störung der wechselseitigen Beeinflussung erzielt wird. Man kann schließlich auch hier wieder chemische und physikalische Einflüsse auf den gesamten Organismus oder Teile desselben einwirken lassen und diese Versuche in der mannigfachen Weise modifizieren. Was ich hier kurz angedeutet habe, bildet ein Lieblingskapitel der Forschungsweise, welche im engeren Sinne des Wortes Entwicklungsphysiologie bezeichnet wird.<sup>10)</sup>

Hochansehnliche Versammlung! Wir haben gesehen, wie im Laufe der letzten 50 Jahre die Zoologie eine tiefgreifende Umgestaltung erfahren hat, wie zu den Aufgaben der Tierbeschreibung und Systematik sich neue Probleme hinzugesellten und immer größere Bedeutung gewannen, Probleme, deren Lösung eine ursächliche Erklärung der tierischen Formbildung anbaut. Es bleibt mir nun noch übrig, zu zeigen, daß die Zoologie in demselben Maß, als sie sich aus einer beschreibenden zu einer erklärenden Wissenschaft entwickelte, die enge Schranken einer Spezialwissenschaft durchbrochen und einen befruchtenden Einfluß auf andere Wissensgebiete gewonnen hat. Ich werde mich dabei kurz fassen, um Ihnen nicht allzu sehr als ein Orator pro domo zu erscheinen.

Als die bedeutsamste Errungenschaft, welche auf dem Gebiet der Zoologie erwachsen ist, habe ich Ihnen schon die Abstammungslehre genannt. Welchen gewaltigen Einfluß diese Lehre auf fast alle Gebiete menschlicher Forschung ausgeübt hat, wie dieselbe zu den großen, den menschlichen Geist bewegenden Grundfragen in engste Fühlung getreten ist, ist uns allen noch in zu frischer Erinnerung, als daß ich hierauf näher einzugehen nötig hätte. Worüber ich reden möchte, sind die besonderen Dienste, welche die Zoologie benachbarten Wissenschaften, vor allem der Tierzuchtlehre und der Krankheitslehre sowohl des Menschen als auch der Tiere und Pflanzen, geleistet hat und weiterhin leisten wird. Diese Dienste sind teils praktischer teils theoretischer Natur. Zu den ersteren rechne ich die wichtigen Fortschritte, welche im Bereich der Parasitenkunde erzielt worden sind.

In welchem Zustand würde sich die Lehre von den furchtbaren Geißeln der Menschheit, der Malaria, der Syphilis, der Schlafkrankheit



und den zahlreichen anderen Krankheiten, welche die üppigkeit der Tropen menschlicher Kultur verschließen, befinden, wie würde es ferner mit der planmäßigen Bekämpfung der diese Krankheiten erzeugenden parasitischen Protozoen aussehen, wenn nicht Jahrzehnte langes Studium über Bau und Entwicklung der Protozoen den Boden für fruchtbare Arbeit vorbereitet hätte. Ich könnte ferner an die vielen Krankheiten erinnern, welche bei Menschen, Tieren und Pflanzen durch vielzellige Parasiten hervorgerufen werden, wenn es sich hierbei nicht um Dinge handelte, welche auch in weiteren Kreisen zur Genüge bekannt sind.

Auch liegen die wichtigsten Impulse, welche von der modernen Entwicklungsrichtung der Zoologie ausgehen, nicht auf praktischem, sondern auf theoretischem Gebiet. Was ich hierbei in den Vordergrund stellen möchte, ist die Förderung, welche jede sich mit dem Leben befassende Wissenschaft und so auch die Medizin aus der durch zoologische Forschung vertieften Auffassung vom Wesen der tierischen Organisation erfahren hat und auch in Zukunft noch erfahren wird. Der gewaltige Fortschritt, welcher durch Virchow's Zellulärpathologie auf dem Gebiet der Medizin erzielt worden ist, ist in aller Mund; er wurde bedingt durch die Übertragung der Zelltheorie auf das Studium des erkrankten Körpers. Was wäre aber die Zelltheorie ohne die klassischen Untersuchungen ihres großen Reformators Max Schultze über den Bau der Protozoen? Damals stand im Mittelpunkt des Interesses die Morphologie der Zelle; jetzt ist es ihre Physiologie, das Studium ihrer Leistungen und ihrer Leistungsfähigkeit. Welch reiches Arsenal von Forschungsmitteln in dieser Hinsicht dem Zoologen das Studium der Protozoen und der Fortpflanzungszellen an die Hand gibt, habe ich, so weit es im Rahmen eines kurzen Vortrags möglich war, auseinander-

gesetzt. Ich bin fest überzeugt, daß derartige experimentell-physiologische Zelluntersuchungen in den Fortschritt der medizinischen Wissenschaften nicht weniger fördernd eingreifen werden, als es seinerzeit die morphologischen getan haben. Die Lehre von den Krankheiten ist die Lehre vom Kampf zweier streitenden Parteien, auf der einen Seite die Angreifer, die infektiösen Organismen, die physikalischen und chemischen Schädlichkeiten, die zerstörenden Einwirkungen des Lebensprozesses, auf der anderen Seite der sich verteidigende Organismus, dessen Widerstandskraft in letzter Instanz von seiner Konstitution bestimmt wird. Was ist aber die Konstitution eines Organismus anderes als die Lebensenergie und Leistungsfähigkeit seiner Zellen, somit eines der zellularen Probleme, welche den Zoologen zur Zeit aufs lebhafteste beschäftigen. Es ist sehr bezeichnend für die Bedeutung zoologischer Zellenforschungen für den Fortschritt in der Medizin, daß die so fruchtbare Idee der Phagocytose von einem Zoologen ausgegangen ist.

Ich habe in meinem Vortrag ferner viel über die große Rolle gesprochen, welche die Erblichkeitsforschung im Arbeitsgebiet des Zoologen spielt. Auch diese Resultate haben für die Medizin eine große Bedeutung, freilich nicht für den praktischen Arzt des täglichen Lebens, der es sich genügen läßt, wie es im Liede heißt, der „sündigen Seele verfallenes Haus zu flicken“, wohl aber für den weitsehenden Arzt der Menschheit, dessen Blick über das Wohl und Weh des einzelnen hinaus sich auf die Zukunft richtet, dessen Ziel die geistige und körperliche Gesundheit künftiger Generationen ist.

Am Schluß meiner Rede angelangt wende ich mich noch mit einigen Worten an Sie, meine jungen Freunde und Kommilitonen!

Die meisten unter Ihnen, welcher Fakultät Sie auch angehören

mögen, werden nach Beendigung ihrer akademischen Studien in Lebensberufe einlenken, in denen es gilt, das während der Universitätszeit Erlernte praktisch zu verwerten. Mancher von Ihnen wird daher vielleicht die theoretische Vorbildung, welche bei jedem Studium dem Erwerb praktischer Kenntnisse vorausgeht, als einen lästigen Ballast empfinden. Ich möchte Sie vor einer derartigen engherzigen Auffassung dringend warnen. Wie ich es für die Zoologie auseinandergesetzt habe, so bewährt sich auf allen Wissensgebieten der Satz, daß Theorie und Praxis in engster Wechselwirkung stehen, daß wie die Praxis des Lebens eine mächtige Förderin der Wissenschaften ist, so auch die ihren eigenen Zielen nachstrebende Wissenschaft in letzter Instanz dem praktischen Leben reichen Vorteil bringt. Und so möchte ich Sie bei Ihren Studien ebenso sehr vor wissenschaftlichem Hochmut, wie vor jenem Banausentum warnen, welches das Lernen auf den engen Kreis des Nützlichen und Notwendigen beschränkt.

Aber noch zu einer weiteren in eine Ermahnung ausklingenden Betrachtung gibt mir der Entwicklungsgang der zoologischen Wissenschaft Veranlassung. Derselbe lehrt uns, wie die Zoologie in immer zahlreichere Forschungsrichtungen auseinander gegangen ist und sich immer mehr spezialisiert hat. Wir sind dahin gelangt, daß es auch dem umfassendsten Geist nicht mehr möglich ist, sich auch nur einigermaßen den Erkenntnisinhalt dieser vielen nicht nur in ihren Zielen, sondern auch in ihren Methoden sich entfremdenden Richtungen anzueignen, geschweige denn alle Gebiete so souverän zu beherrschen, daß er sie durch eigene Forschung fördern könnte. Immer mehr wird der Zoologe gezwungen, Resignation zu üben und seine Tätigkeit auf ein eng begrenztes Arbeitsfeld einzuschränken. Dieses Spezialistentum scheint wenig zu dem auf die Universitas literarum stolzen



Geist unserer Hochschulen zu passen. Indessen handelt es sich hier mehr um einen Schein. Je mehr der Zoologe gezwungen wird, sich in seiner eigenen Wissenschaft Beschränkung aufzuerlegen, um so inniger wird die Fühlung, in welche er zu anderen Wissenschaften zu treten gezwungen ist. In erster Linie nenne ich hier die Schwesterwissenschaft, die Botanik. Zu ihr sind die Beziehungen so innige geworden, daß vieles was ich über die Zoologie gesagt habe, auch auf sie Anwendung finden könnte. Wie innig sich die Beziehungen zur Medizin gestaltet haben, habe ich zur Genüge auseinander gesetzt. Aber auch Physik und Chemie und die Grundlage wissenschaftlichen Denkens, die Mathematik, muß ich hier nennen. Je tiefer die Zoologie in den kausalen Zusammenhang der Erscheinungen einzudringen sucht, um so wichtiger werden für sie die Ergebnisse der Physik und Chemie und die Ausdrucksformen der Mathematik. Und so offenbart sich auf dem Gebiet der Zoologie eine Erscheinung, welche wohl für jede echte Wissenschaft gilt, daß die Beschränkung zur Vertiefung der Forschung und diese wiederum zur Allgemeinheit zurückführt. Darum geht meine Mahnung an Sie: Bauen Sie Ihr Wissen auf einer möglichst breiten Basis auf, ehe Sie sich in die Besonderheiten des Fachstudiums einengen, möglichst breit, das soll heißen, soweit Ihr geistiges Können es Ihnen gestattet, ohne der Gefahr zu verfallen, welche die zweite Klippe erfolgreichen Studiums, Dilettantentum und unproduktive Vielwisserei mit sich bringt. Bleiben Sie dem Geiste unserer Alma mater treu, welche eingedenk der Traditionen der Universitas literarum nicht nur tüchtige Fachleute, sondern gebildete Männer mit freiem offenem Blick für die allgemeinen Fragen des Lebens und der Wissenschaft zu erziehen sucht.

---

<sup>1)</sup> Im Jahre 1796, also noch in der Landschuter Zeit, bekleidete der geistliche Rat Prof. Franz v. Paula Schrank das Rektorat. Derselbe hat unter anderen wissenschaftlichen Arbeiten auch einige zoologische verfaßt. Auch las er Zoologie neben Bergbaukunde, Forstwissenschaft und vor allem Botanik; er war aber in erster Linie Botaniker, wie daraus hervorgeht, daß seine meisten Schriften botanischen Inhalts sind und daß ihm im Münchener botanischen Garten als Begründer desselben ein Denkmal gesetzt ist. Bezeichnend für seine Vorliebe für Botanik ist auch, daß er die Vorlesung über Zoologie an Tiedemann abtrat, als dieser auf den Lehrstuhl für Anatomie und vergleichende Anatomie nach Landshut berufen wurde.

<sup>2)</sup> Die Zoologie hat an den deutschen Universitäten ein wechselreiches Schicksal gehabt; sie wurde, wie aus der vorstehenden Anmerkung ersichtlich ist, bald mit Botanik, bald mit menschlicher Anatomie und Physiologie, ja sogar mit pathologischer Anatomie verbunden. An unserer Ludwig-Maximilians-Universität wurde die Zoologie nach Tiedemanns Weggang wieder mit Botanik verbunden. Schrank's Nachfolger Schultes las längere Zeit nur über Botanik und Naturgeschichte, vom Winter 1816 ab kündigte er auch Zoologie an, ohne aber die Stunden anzugeben, in denen er lesen werde, so daß es mir zweifelhaft erscheint, ob das Kolleg überhaupt gehalten wurde. Nachdem die Universität von Landshut nach München verlegt worden war, wurde die Zoologie einige Zeit über von Privatdozenten, resp. Extraordinarien gelesen, zunächst von Wagler, später von Andreas Wagner. Letzterer wurde 1836 ordentlicher Professor und vertrat auch die Paläontologie, während die vergleichende Anatomie im Rahmen der medizinischen Fakultät vom Anatomen Döllinger und vorübergehend vom Privatdozenten, späteren Extraordinarius Erdl gelesen wurde. 1856 wurde C. Th. v. Siebold als Professor der Physiologie und vergleichenden Anatomie in die medizinische Fakultät berufen; er las einige Zeit neben Wagler auch Zoologie und übernahm nach dessen Tod (1861) neben der vergleichenden Anatomie in der medizinischen Fakultät die Professur der Zoologie in der philosophischen Fakultät. Nach v. Siebolds Tod wurden die Professuren der vergleichenden Anatomie und der Zoologie zu einer Professur in der philosophischen Fakultät vereint. Der 1827—1832 an der Münchener Universität tätige Oken war Ordinarius in der medizinischen Fakultät und hat merkwürdigerweise nie Zoologie gelesen. Aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß man erst vom Jahre 1836 ab von einer besonderen Professur der Zoologie an unserer Universität reden kann.

Ähnlich liegen die Verhältnisse an anderen deutschen Universitäten, nur daß es vielfach noch länger gedauert hat, bis besondere Professuren der Zoologie begründet wurden. Um einige Beispiele anzuführen, so waren die ersten Professoren für Zoologie als besonderes Fach in Gießen C. Vogt (1846), Göttingen Reyerstein (1864), Königsberg Zaddach (1860), Marburg Claus (1862), Rostock F. C. Schulze (1871), Tübingen Leydig (1857). Sehr frühzeitig wurde eine Professur der Zoologie errichtet in Berlin und Breslau (1810); in Berlin war Lichtenstein, in Breslau Gravenhorst der erste Vertreter des Fachs.

<sup>3)</sup> Die hier vertretene Auffassung, daß die Befruchtung zu den Notwendigkeiten des Lebens gehört, wird von vielen Seiten nicht geteilt; sie hat an Wahrscheinlichkeit durch den

Nachweis gewonnen, daß auch bei Protozoen, bei denen man lange Zeit die Existenz der „geschlechtlichen Fortpflanzung“ in Abrede stellte, Befruchtungsprozesse vorkommen. Wir kennen sie zwar nicht von jeder einzelnen Art — dazu sind die Lebenszyklen vieler Protozoen noch zu wenig durchforscht — aber wir kennen viele Beispiele von Befruchtung aus jeder kleineren und größeren Gruppe der Protozoen, so daß man ein Recht hat von allgemeiner Verbreitung zu sprechen. Das Neue, was die Nachweise der Befruchtungsprozesse bei Protozoen lehrten, war die Erkenntnis, daß zwischen Befruchtung und Fortpflanzung kein notwendiger Zusammenhang gegeben ist. Bei Infusorien tritt die Befruchtung zu einer Zeit auf, in welcher die Vermehrungsfähigkeit des Organismus in keiner Weise bedroht ist. Auch wird die Vermehrungsrate durch die Befruchtung eher herabgesetzt als erhöht. Bei vielen Rhizopoden wird die Vermehrung — was übrigens von niederen Algen schon lange bekannt ist — durch Befruchtung zum Stillstande gebracht. Damit ist bewiesen, daß die so konstante Kombination von Befruchtung und Fortpflanzung, wie sie in der geschlechtlichen Fortpflanzung vielzelliger Tiere und Pflanzen gegeben ist, eine Folgeerscheinung der Vielzelligkeit ist. Diese Erscheinung kann daher, so auffällig sie auch ist, nicht herangezogen werden, um das Wesen der Befruchtung zu erklären.

4) Wenn ich sage, daß die Deszendenztheorie „einen großen Teil der Gesetzmäßigkeiten der tierischen Formbildung aus gemeinsamer Abstammung erklärt“, so wird damit zum Ausdruck gebracht, daß ein Rest und zwar wie ich hinzufügen muß, ein nicht unbedeutender seine Erklärung in dieser Weise nicht findet. Wir kennen nicht wenige gesetzmäßig wiederkehrende Ähnlichkeiten bei Organismen, welche systematisch zu weit auseinander stehen, als daß man an eine engere die Ähnlichkeiten erklärende Blutsverwandtschaft der betreffenden Lebewesen denken könnte. Ich will nur einige Beispiele nennen, zunächst den zellularen Aufbau aller Organismen, der Tiere wie Pflanzen. Es ist höchst unwahrscheinlich, daß beide organische Reiche aus einer einzigen Art einzelliger Organismen hervorgegangen sind. Vielmehr ist die Zelle offenbar die Organisationsform, welche mit Notwendigkeit da eintritt, wo organisches Leben sich entwickelt, ähnlich wie chemische Verbindungen unter allen Umständen und nach dem gleichen Gesetze entstehen, wenn die zu ihrer Bildung nötigen Stoffe in geeigneter Weise zusammengebracht werden. Einige andere Beispiele! Wir finden in den verschiedensten Abteilungen des Pflanzen- und Tierreichs, daß sich aus den niederen Zuständen gleichartiger Befruchtungszellen die sexuelle Differenzierung, der Gegensatz männlicher und weiblicher Befruchtungszellen herausentwickelt. Ein drittes Beispiel! In den verschiedensten Tierabteilungen finden wir das Nervensystem bei einem Teil der Formen im Ektoderm, also in der Haut gelagert (bei Coelenteraten, unter den Echinodermen bei See- stern und Seelilien, unter den Würmern bei Sagitta, vielen Anneliden) bei anderen wieder im Mesoderm eingeschlossen (unter den Echinodermen bei Seeigeln, Seeurachen, Schlangensterne, unter den Würmern bei der Mehrzahl der Anneliden) u. s. w. Diese bei allen höheren Tieren embryonal zu verfolgende, bei Würmern auf den verschiedensten Stadien je nach den einzelnen Arten zum Stillstand gelangte Umlagerung des Nervensystems aus der Haut in die tiefer gelegene Schicht des Körpers ist also ein in jeder Abteilung unabhängig entstandener, somit aus einer inneren Notwendigkeit heraus sich vollziehender Fortschritt. Für derartige meist vom Niederen zum Höheren aufsteigende naturnotwendige Entwicklungen hat C. E. v. Baer den ungeeigneten Ausdruck Zieltätigkeit, Haeckel den Ausdruck „Prinzip der Progression“ geprägt. Sie finden ebenfalls ihr Seitenstück in der Geschichte der Menschheit. Es ist zu bekannt, daß vielerlei Kunstformen, staatliche Einrichtungen, religiöse Vorstellungen, Sitten der Eheschließung sich bei den verschiedensten, voneinander weit entfernten Völkern wiederkehren, wo sie offenbar völlig unabhängig voneinander entstanden sind.



<sup>5)</sup> Rückfichtlich des hier gezogenen Vergleichs zwischen den Erscheinungen der Phylogeneese des Tierreichs und der menschlichen Geschichte vergl. auch a) Haveri Th.: Die Organismen als historische Gebilde. Rektoratsrede. Würzburg 1906 und b) Hertwig R.: Über die Methoden zoologischer Forschung. Verh. d. zool. Gesellschaft 1906.

<sup>6)</sup> Ich denke hierbei besonders an zweierlei Ergebnisse der neueren biologischen Forschung. 1. Im Anschluß an die Untersuchungen Quinckes hat O. Bütschli gezeigt, daß der mikroskopische Bau des „sogenannten homogenen Protoplasmas“ eine große Ähnlichkeit besitzt mit dem mikroskopischen Bau von Schäumen, wie man sie erzielt, wenn man ein außerordentlich fein verteiltes Gemenge zweier sich nicht miteinander mischenden Flüssigkeiten — z. B. Olivenöl und Pottasche-Lösung — erzielt. Derartige Gemenge zeigen nicht nur ähnliche Bewegungserscheinungen wie das Protoplasma, sondern auch eine Reihe weiterer Übereinstimmungen. Die feineren Strukturen, welche das Protoplasma besonders bei den Zellteilungen annimmt, galten lange Zeit mit der Annahme einer flüssigen Beschaffenheit unvereinbar. Nun hat aber Rumbler nachgewiesen, daß das Protoplasma die physikalischen Eigenschaften von Flüssigkeiten besitzt. Daher ist es wichtig, daß man experimentell an Flüssigkeitsgemengen analoge Strukturen hervorrufen kann, wie sie als Beweise gegen den flüssigen Aggregatzustand des Protoplasma galten. 2. In der Neuzeit hat man den Ablauf der Lebensprozesse der Zelle bei wechselnden Temperaturen untersucht und gefunden, daß innerhalb gewisser Grenzen die Temperatursteigerung eine Beschleunigung erfährt, welche sehr ähnlich ist der Beschleunigung, welche chemische Reaktionen durch Temperatursteigerung gemäß dem Van't Hoff'schen Gesetz erfahren. — Es ist klar, daß, je zahlreicher und intimer die Analogien zwischen chemisch-physikalischen und biologischen Vorgängen werden, um so mehr die Auffassung, daß diese auf jene ohne Rest zurückführbar sind, an Wahrscheinlichkeit gewinnt (vergl. Peter Arch. Entwickl. mech. Bd. 20, Marcus ebenda Bd. 22, O. Hertwig Arch. mikr. Anat. Bd. 51). Daß aus der weitgehenden Teilbarkeit der lebenden Substanz, speziell einzelliger Lebewesen und aus den zweckmäßigen Regulationen des Organismus äußeren Eingriffen gegenüber einer mechanistischen Auffassung des Lebens große Schwierigkeiten erwachsen, läßt sich nicht leugnen; ich halte es aber nicht für erwiesen, daß diese Schwierigkeiten, wie Driesch meint, unüberwindbar sind.

<sup>7)</sup> Aus der großen Zahl der Probleme, welche sich hier ergeben, nenne ich nur einige: 1. Das Problem der Zellteilung. Wenn eine Zelle oder ein einzelliger Organismus durch Ernährung wächst, tritt schließlich ein Moment ein, in welchem die Teilung in zwei Tochterzellen vollzogen wird. Eine früher weitverbreitete Deutung nennt die Teilung ein Wachstum „über das individuelle Maß“. Die hierin enthaltene Auffassung, daß jede Zelle eine bestimmte Maximalgröße besitze, ist weder richtig noch hat sie irgend welchen erklärenden Wert. Eine Erklärung kann nur durch den Nachweis gewonnen werden, daß die Zelle eine zur Teilung führende Zustandsveränderung erfährt, daß in der frisch geteilten Zelle ein Gleichgewichtszustand der Teile herrscht, welcher im Lauf des Wachstums sich allmählich verschiebt. Die Teilung tritt ein, wenn die Veränderung des Gleichgewichtszustands ein gewisses Maß erreicht hat, wie auch der elektrische Funke erst bei einer bestimmten elektrischen Spannung überspringt. Für die Zellteilung scheint das Größenverhältnis von Kern und Plasma, die Kernplasmarelation, eine ausschlaggebende Rolle zu spielen. Gehen wir von dem durch die Teilung herbeigeführten Größenverhältnis, der Kernplasmannorm aus, so läßt sich bei Infusorien erweisen, daß durch stärkeres Wachstum des Protoplasma ein Mißverhältnis von Kern und Plasma, eine „Kernplasmaanspannung“, erzielt wird, welche bei der Teilung ihren Ausgleich erfährt. Wenn nun Temperatureinflüsse oder anderweitige Agentien die Größe der Kernplasmarelation beeinflussen, so müssen sie auch

die Teilungsgröße der Zelle modifizieren. — 2. Ein weiteres sich hier anreihendes Problem ist die Frage, ob die durch die Kernplasmarelation ausgedrückte Zellkonstitution im Verlauf des Lebensprozesses nicht nur vorübergehende sondern auch dauernde Veränderungen erfährt, ob hierbei nicht Veränderungen in der Konstitution der Zelle herbeigeführt werden, welche das Altern derselben und damit auch die Ursache des physiologischen Todes erklären, des Todes, der nicht durch äußere Schädlichkeiten bedingt wird, sondern ganz oder doch zum größten Teil auf Altersveränderungen des Organismus zurückgeführt werden muß. — 3. Schließlich kann es wohl als sicher angesehen werden, daß auch die sexuelle Differenzierung mit einer verschiedenen Regulierung des Verhältnisses von Kern und Protoplasma zusammenhängt, wobei es freilich noch strittig ist, ob hierbei quantitative oder qualitative Veränderungen des Kerns die ausschlaggebende Rolle spielen.

<sup>8)</sup> Ich habe hier die Vorgänge, welche man Merogonie (Aussschalten des Eifers), künstliche Parthenogenese (experimentelles Aussschalten des Samenterns), natürliche Parthenogenese nennt, nur ganz kurz berühren können, ohne die Resultate zu erwähnen, welche mit Hilfe der diesbezüglichen Untersuchungsmethoden erzielt worden sind. Der Grund ist darin gegeben, daß vieles auf diesem jüngsten Gebiet experimenteller Forschung noch kontrovers ist. Auch habe ich die experimentellen Arbeiten über den Nahrungsdotter weggelassen; es soll damit nicht gesagt sein, daß ich die Bedeutung desselben unterschätze; ich bin sogar der Ansicht, daß dem Nahrungsdotter eine doppelte Bedeutung zukommt, einmal indem er durch seine Anordnung und Beschaffenheit die Architektur des Eies beeinflusst, von welcher wieder der Verlauf der Furchung abhängt, zweitens weil er auch qualitative Einflüsse ausübt.

<sup>9)</sup> Es ist mir nicht möglich hier auf den Streit, ob „somatogene“ Eigenschaften üblich sind, näher einzugehen. Die Experimente, welche zugunsten dieser Auffassung geltend gemacht wurden, scheinen mir nicht einwandfrei. Gleichwohl bin ich der Ansicht, daß die Deszendenztheorie ohne die Annahme der Erbllichkeit somatogener Eigenschaften nicht auskommen kann.

<sup>10)</sup> Bei der Besprechung der Versuche die Organisation der Tiere kausal zu erklären, habe ich zwei Richtungen unterschieden, die morphologische, welche man auch die historische nennen könnte, welche sich auf die Tatsachen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, der Paläontologie und Tiergeographie stützt, und die physiologische Richtung, welche das Experiment und exakte mathematische Methoden in die Biologie eingeführt hat. Beide Richtungen sind vielfach in einen feindseligen Gegensatz zueinander getreten. Damit ist ein unnatürlicher Zustand geschaffen, da beide Richtungen vielmehr bestimmt sind, einander zu helfen und sich zu ergänzen. Die Vertreter der Entwicklungsphysiologie vergessen bei ihren abfälligen Urteilen über die Morphologie, daß durch dieselbe der Boden für ihre eigenen Untersuchungen vorbereitet und eine Fülle von Problemen ihnen gestellt wurde. Andererseits ist die Entwicklungsphysiologie berufen, gesicherte Grundlagen für die morphologisch-historische Betrachtungsweise zu schaffen. Die Deszendenztheorie operiert bei ihren Erklärungen mit den Erscheinungen der Variabilität und Erbllichkeit, der Anpassung an die Außenwelt, möge dieselbe durch direkte Beeinflussung, oder durch veränderte Übung der Organe oder auch durch Selektion vermittelt sein. Das sind Vorgänge, welche nach gleichen Gesetzen, wenn auch vielfach unter veränderten Bedingungen jetzt noch wirksam sind und somit exaktem Studium zugänglich gemacht werden können. Die Resultate dieses Studiums werden neues Licht auf die Vergangenheit, auf das historische Problem der Artbildung werfen.

In diesem Zusammenhang möchte ich noch auf ein Gebiet der experimentellen Forschung hinweisen, auf welches ich im Vortrag selbst nicht eingehen konnte, welches aber seiner Bedeut-

jamkeit halber verdient, genannt zu werden. Es ist das Gebiet der exakten Variabilitätsforschung. Bekanntlich ist es das Verdienst Darwins, die Bedeutung des Artbegriffes, dieses Grundproblem der Abstammungslehre, wissenschaftlicher Forschung zugänglich gemacht zu haben. Er suchte nachzuweisen, daß zwischen Arten und Varietäten weder im Bau noch in Bezug auf ihre Kreuzungsfähigkeit prinzipielle Verschiedenheiten existieren; durch historische Studien über das Auftreten unserer Haustierrassen suchte er ferner festzustellen, daß in geschichtlicher Zeit bei Tauben und anderen Haustieren die großen Rassenunterschiede entstanden sind, welche uns jetzt vorliegen. Drittens endlich betrat er den Boden experimenteller Forschung, indem er selbst Haustiere züchtete, vor allem aber die Resultate der Tierzüchter der Wissenschaft dienstbar machte, um vom Wesen der Variabilität und ihrer Wirkungsweise richtige Vorstellungen zu bekommen. Diesen letzteren Weg weiter verfolgend hat die Biologie, vor allem die Botanik, glänzende Erfolge erzielt. Wir verdanken dieselben der Vervollkommenung der Methodik. Eine genauere Charakteristik der Variabilität wurde erzielt, als Galton und Pearson die schon von Quetelet ausgebildete statistische Methode auf das Problem anwandten, indem sie auf Grund eines reichen Materials Variabilitätskurven konstruierten. Man gelangte so zum Unterschied der fluktuierenden (oszillierenden) Variabilität und der Mutation. Bei der fluktuierenden Variabilität sind die extremen Formen durch eine kontinuierliche Reihe von Übergängen verbunden; die verschiedenen Formzustände lassen sich nach ihrer Häufigkeit zu einer Kurve gruppieren, bei welcher der mittlere Artcharakter dem Höhepunkt der Kurve entspricht, d. h. durch die größte Zahl der Fälle repräsentiert ist, während die Plus- und Minusvarianten um so seltener werden, je mehr sie vom mittleren Artcharakter abweichen. Unter Mutation versteht man dagegen scharf umschriebene Gruppen von Formen, welche unter sich übereinstimmen und mit anderen Formgruppen nicht durch Übergänge verbunden sind. Die Wirkungsweise beider Formen der Variabilität und ihre Bedeutung für die Artbildung wurde durch Züchtung in reinen Reihen, also wie bei den Mendelschen Versuchen, durch Züchtung in strengster Inzucht ermittelt. Aus den bisherigen Versuchen hat sich ergeben, daß die fluktuierende Variabilität für die Bildung neuer Formen keine Bedeutung hat, weil auch extreme Varianten bei sorgfältigster Zuchtwahl zum mittleren Artcharakter zurückschlagen, während Mutationen reinzüchten und bei fortgesetzter Kultur den neuen Charakter konstant beibehalten. Es fragt sich nur, ob die von einer Reihe von Fällen abstrahierte scharfe Unterscheidung von Mutation und Variation sich aufrecht erhalten läßt oder ob nicht vielmehr Mutationen sich allmählich aus der oszillierenden Variabilität entwickeln können.